Archiv für Mikrobiologie, Bd. 16, S. 136—162 (1951).

Untersuchungen über die Ökologie und den Massenwechsel bodenbewohnender mikroskopischer Pilze.

II. Mitteilung.

Der Einfluß organischer Nährstoffe auf die Entwicklung einiger Pilze (Cladosporium sp., Chaetomium sp., Fusarium sp., Verticillium glaucum, Penicillium sp., Rhizoctonia solani u. a.) in natürlichen und partiell sterilisierten Böden.

Von

A. Gerhard Winter.

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. Oktober 1950.)

A. Problemstellung.

Für das Leben der Mikroorganismen im Boden, also auch für ihre Ökologie, steht nicht minder als für die höhere Pflanze die Frage im Vordergrund, ob genügend Nährstoffe im Boden vorhanden sind, ob also der Nährstoffgehalt begrenzender Faktor ist, und wenn ja, welche Nährstoffe fehlen und wie sie in verschiedenen Konzentrationen wirken. Bisher hat man sich in der Regel damit bescheiden müssen, solche Beziehungen für die Gesamtkeimzahlen oder einzelne Mikrobengruppen im Boden zu untersuchen. Doch erlauben die gewonnenen Ergebnisse keine Rückschlüsse auf das Verhalten einzelner zu diesen Gruppen gehörender Organismen, da die Zusammensetzung des Gesamteffektes unbekannt blieb. Durch Entwicklung und kritische Prüfung des Impfplattenverfahrens (Winter, 1947, 1949, 1950) ist es nunmehr aber möglich geworden, die Entwicklung einzelner Pilze im Boden quantitativ zu verfolgen. Ja, es scheint möglich, dieses Verfahren durch Verwendung von Bakterienausstrichen bestimmter Keimdichte einer allgemeineren Verwendung zugänglich zu machen.

Bei der Untersuchung der Ökologie von *Ophiobolus graminis*, eines bodenbewohnenden fakultativen Weizenparasiten, die mit Hilfe dieser Impfplattenmethode durchgeführt wurde, hat sich (Winter 1950) mit aller Deutlichkeit auch in sehr verschiedenartigen Böden immer wieder ergeben, daß sich die Entwicklung des Pilzes im natürlichen Boden in keinen einfachen, einer exakten Analyse zugänglichen Zusammenhang mit der Größe der Nährstoffgaben verschiedener Art bringen läßt. Die gleichzeitige Beeinflussung der übrigen Bodenmikroben und die von ihnen ausgehende Rückwirkung auf den gegen die Stoffwechselprodukte der übrigen Bodenmikroben so überaus empfindlichen *Ophiobolus graminis* führen dazu, daß die Wirkung der verschiedenen Nährstoffgaben bei langsamer Steigerung der Konzentration völlig unregelmäßig zunimmt oder sich verringert, daß sie

zudem stark vom Bodentyp abhängt und durch partielle Sterilisation weiter verändert werden kann. Ferner zeigte sich, daß die unter dem Eindruck der klassischen Arbeiten von WAKSMAN und STARKEY (1923 a, b, c, 1924 a, b) bisher vorherrschende Anschauung, daß vor allem der Nährstoffmangel der begrenzende Faktor für die Entwicklung der Bodenmikroben ist, zumindest für *Ophiobolus graminis* unter keinen Umständen zutrifft.

Ob die bei *Ophiobolus graminis* aufgefundenen Eigenarten und Unregelmäßigkeiten auch bei anderen bodenbewohnenden Pilzen zu erwarten sind, ist ein Problem von weittragender Bedeutung. Wir können kaum hoffen, die Umsetzungsprozesse im Boden in die Hand zu bekommen und bestimmte Prognosen über mikrobiologische Vorgänge zu geben, wenn dieser Befund zu verallgemeinern ist. Ein solcher Schluß brauchte sich allerdings nicht, wie u. a. der Zusammenhang zwischen Klima und Humusbildung beweist, auf die gesamte Richtung und den Umfang der Umsetzungen zu beziehen, er wird vielmehr häufig nur die Entwicklung einzelner Organismen und ihre Tätigkeit im Boden betreffen. Das kann nicht überraschen, da die Streuung im Einzelgeschehen sich in der Statistik verwischt. So wird auch nur die Untersuchung des Verhaltens einzelner Mikrobenarten, niemals aber die Bestimmung der Gesamtkeimzahl solche Zusammenhänge aufdecken können.

Die erste Aufgabe dieser Untersuchungen besteht also darin, die Bedeutung des Nährstoffgehaltes und antibiotischer Erscheinungen auf die Entwicklung einer Reihe von Bodenpilzen zu überprüfen.

In engem Zusammenhang mit dem Nährstoffproblem und der Wirksamkeit antibiotischer oder antagonistischer Erscheinungen im Boden steht aber das Phänomen der partiellen Sterilisation. Die Abtötung eines Teils der Bodenmikroben durch Hitze oder Chemikalien bewirkt nämlich nach einem vorübergehenden Abfall einen raschen Anstieg der Keimzahlen auf ein Mehrfaches der Kontrollwerte. Die Ursache dieser Keimzahlerhöhung ist seit Jahrzehnten umstritten. Nährstoffaufschließung und Beseitigung biotischer Hemmungszustände im Boden stehen im Vordergrund der Diskussion (vgl. WINTER, 1942). Für *Ophiobolus graminis* konnte gezeigt werden, daß die Beseitigung biotischer Hemmungszustände im Boden für seine bessere Entwicklung nach partieller Sterilisation verantwortlich zu machen ist (WINTER, 1942, 1950). WAKSMAN und STARKEY (1923 a, b, c, 1924 a, b) sehen dagegen auf Grund der gleichsinnigen Wirkung von Nährstoffgaben in der Nährstoffaufschließung, die im Zuge der partiellen Sterilisation erfolgt, die Ursache für die Erhöhung der Keimzahlen. WAKSMAN und STARKEY (1947) glauben daher nicht, daß biotische Faktoren, insbesondere antibiotische Wirkungen an der Einstellung des mikrobiologischen Gleichgewichtes im Boden fühlbar beteiligt sind.

Zweifelsohne sind der Nährstoffgehalt des Bodens für die Entwicklung zahlreicher Mikroben und ebenso die Gesamtkeimzahlen von entscheidender Bedeutung. Solange aber das mikrobiologische Gleichgewicht nur an Hand der Gesamtkeimzahlen oder der Entwicklung inhomogener Mikrobengruppen kontrolliert wird, wie in den Untersuchungen von Waksman und Starkey, wissen wir nicht, ob es sich bei der Vermehrung nach der partiellen Sterilisation oder der Nährstoffzugabe nur um die Zunahme weniger Formen handelt, oder ob alle vorhandenen Mikroorganismenarten mehr oder minder gleichmäßig betroffen werden. So bringen diese Untersuchungen zwar den Nachweis, daß Nährstoffmangel für manche Formen der begrenzende Faktor im Boden ist, ohne aber die Bedeutung biotischer Vorgänge für die Ausbalanzierung des mikrobiologischen Gleichgewichts und die Erklärung der Keimzahlsteigerung nach partieller Sterilisation ausschalten zu können. Auch das experimentum crucis von Waksman und Starkey, daß Reinfektion mit 5% unbehandelten Bodens, also erneute Zufuhr der abgetöteten hypothetischen Antagonisten in den mit Toluol oder Hitze behandelten Böden eine deutliche, zum Teil enorme Zunahme der Keimzahlen hervorrief, vermag nicht die Möglichkeit zu widerlegen, daß im unbehandelten Boden eventuelle Hemmungsstoffe biotischen Ursprungs als begrenzende Faktoren für die Mikrobenentwicklung wirksam sind. Wir wissen nämlich nicht, ob die Entwicklungsbedingungen für diese Antagonisten in dem partiell sterilisierten Boden noch günstig sind, ob weiter unter diesen veränderten Bedingungen noch Hemmungsstoffe gebildet werden, und ob nicht schließlich eine gewisse Anreicherung von Hemmungsstoffen im Boden eingetreten sein muß, bevor die Wirkung auf die anderen Mikroben spürbar wird. Aus den Versuchen von Waksman und Starkey kann also letztlich nur entnommen werden, daß die Gesamtzahl der Mikroben im Boden unter anderem auch durch Nährstoffmangel begrenzt wird. Wieweit daneben andere Faktoren eine Rolle spielen, welche Bedeutung insbesondere die antibiotische Wirkung der Bodenmikroben aufeinander für die Begrenzung der Keimzahlen und die Entwicklung einzelner Arten hat, kann auf diesem Wege zweifelsohne nicht geklärt werden. Es ist durchaus denkbar, ja wahrscheinlich, daß bei dieser Erhöhung der Gesamtzahlen für die Umsetzungen im Boden grundsätzlich wichtige, weit verbreitete Arten nicht teilhaben, weil für ihre Entwicklung andere Faktoren, insbesondere antibiotische Wirkungen, entscheidend sind.

Wir nehmen einmal an, daß die Wirkung der partiellen Sterilisation uneinheitlich ist, daß also einige Arten durch Nährstoffaufschließung, andere Formen dagegen durch Beseitigung von Hemmungsstoffen oder auf irgendeine Art antibiotisch wirksamer Mikroben im Boden gefördert werden. Dann könnten, trotz Zunahme der Mikrobenzahlen nach Reinfektion oder Wirkungslosigkeit der Zugabe unbehandelten Bodens, durch die Reinfektion sehr wohl einige Formen zurückgedrängt werden, die gegenüber der Entwicklung bestimmter antibiotisch wirksamer, durch die partielle Sterilisation abgetöteter Mikroben empfindlich sind. Das würde verminderte Konkurrenz, also erhöhten Nahrungsanfall und damit verstärkte Entwicklung für die auf Nährstoffzufuhr ansprechenden Organismen bedeuten, deren Artenreichtum und damit Entwicklungsmöglichkeiten durch die Reinfektion überdies vielseitiger werden. Das wiederum könnte eine Kompensation oder Überkompensation des Keimzahlenausfalls an antibiotisch zurückgedrängten Formen bedeuten. Somit kann die fehlende Hemmung der Mikrobenentwicklung nach Reinfektion des partiell sterilisierten Bodens, sofern man nur die Gesamtkeimzahlen feststellt, keineswegs als ein Beweis für die reine Nährstoffwirkung der partiellen Sterilisation angesehen werden. Nur unter der Annahme einer einheitlichen Wirkung der partiellen Sterilisation kann also das Reinfektionsexperiment von Waksman und Starkey als ein Beweis für die reine Nährstoffwirkung der

partiellen Sterilisation angesehen werden. Es wird also vorausgesetzt, was erst zu beweisen wäre, ganz abgesehen davon, daß bei dem komplexen Geschehen im Boden und der Vielzahl der Organismen eine einheitliche Wirkung a priori wenig wahrscheinlich ist.

Man kann nun mit Recht darauf hinweisen, daß bei der Erklärung dieses Reinfektionsexperimentes für WAKSMAN und STARKEY die Widerlegung der Protozoentheorie im Vordergrund stand. Sie besagt, daß die Protozoen durch ihre Fraßtätigkeit die Zahl der Bakterien im Boden begrenzen (RUSSEL und HUTCHINSON 1909, 1912). Die hier gemachten Ausführungen gelten aber in gleicher Weise, einerlei ob man die Fraßtätigkeit der Protozoen oder die antibiotische Wirksamkeit der Mikroben im Auge hat.

Auch die von WAKSMAN und STARKEY beobachtete gleichsinnige Wirkung von partieller Sterilisation und Nährstoffgaben (Erhöhung der Keimzahlen in beiden Fällen) sagt an sich nichts über die diesem Geschehen zugrundeliegenden Vorgänge. Wenn WAKSMAN und STARKEY hier einen Hinweis für die Nährstoffwirkung der partiellen Sterilisation sehen, so darf dem entgegengehalten werden, daß möglicherweise beide Erscheinungen zwar dem äußeren Effekt nach gleichsinnig, der inneren Struktur nach aber völlig ungleichartig aufgebaut sind. Es soll keineswegs in Zweifel gezogen werden, daß der Nährstoffgehalt für die Gesamtkeimzahlen und viele Mikroben im Boden ein begrenzender Faktor ist. Wir müssen aber damit rechnen, daß solche Keimzahlerhöhungen unter Umständen so zustande kommen, daß wenige, im Boden vielleicht untätige Formen durch die Nährstoffgaben stimuliert werden, während die eigentliche „autochthone" Mikroflora relativ unberührt bleibt und nur durch andere Faktoren zu stärkeren Reaktionen veranlaßt werden kann. Hinsichtlich der Bedeutung antibiotischer Erscheinungen in natürlichen Böden verdient auch die Tatsache Beachtung, daß CHOLODNY-Platten in natürlichen Böden verschiedensten Typs nach Nährstoffgaben verschiedenster Art und Konzentration stets eine unvergleichlich schwächere Mikrobenentwicklung erkennen lassen, als wenn die gleichen Nährstoffgaben reinem, aber nicht sterilem Sand hinzugefügt werden. Das kann wohl nur so gedeutet werden, daß die Vielfalt der Mikroben natürlicher Böden nicht selten wechselseitig die Entwicklung bremst.

Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß wir aus solchen Bestimmungen der Gesamtkeimzahlen ja noch gar nicht entnehmen können, ob nicht — abgesehen von allen antibiotischen Erscheinungen — die partielle Sterilisation durch Bildung toxischer Stoffe auf manche Mikroorganismen schädlich einwirkt. Die Bildung solcher Hemmungsstoffe durch die Bodenerhitzung konnte von WINTER (1942) nachgewiesen werden. Es muß also zunächst einmal für eine Anzahl von Bodenmikroben überprüft werden, wie sie überhaupt auf die partielle Sterilisation reagieren.

Es ist durchaus verständlich, wenn WAKSMAN (1937), WAKSMAN u. STARKEY (1947) und THAYSEN (1950) zunächst der Bedeutung der Antibiose im natürlichen Boden skeptisch gegenüberstehen, da eine Übertragung der in Reinkultur erhaltenen Ergebnisse unsinnig erscheint. Die Zahl der Mikroben bestimmter Artzugehörigkeit ist im Boden relativ gering, es ist unbekannt, ob die Bedingungen für die Bildung antibiotischer Stoffe im Einzelfall erfüllt sind, und es muß mit einem raschen Abbau der meisten Hemmstoffe im Boden durch irgendwelche Organismengruppen und starker Adsorption durch Bodenkolloide gerechnet werden. Auch muß betont werden, daß WAKSMAN (1937) die Bedeutung dieser antibiotischen Wirkungen für einzelne Organismen nicht in Abrede stellt und nur auf Grund der oben zitierten Untersuchungen den Gesamteffekt solcher Vorgänge relativ gering einschätzt. Wenn also für *Ophiobolus graminis* (WINTER 1950) nachgewiesen werden konnte, daß die partielle Sterilisation seine Entwicklung durch Beseitigung biotisch

bedingter Hemmungszustände im Boden und nicht durch Nährstoffaufschließung steigert, so ist damit keineswegs eine Korrektur der von Waksman u. Starkey vertretenen Anschauungen möglich. Es müssen vielmehr, um einen Einblick in die Bedeutung solcher Vorgänge für die Erhaltung des mikrobiologischen Gleichgewichts im Boden zu erhalten, eine ganze Reihe von bodenbewohnenden Pilzen hinsichtlich der Wirkung von Nährstoffzufuhr und partieller Sterilisation untersucht werden. Es muß hier an die Stelle der Gesamtkeimzahlen die Untersuchung der Entwicklung einzelner Organismen treten, da nach dem oben Gesagten nur auf diesem Wege eindeutige Schlüsse erhalten werden können.

Es galt also, über die Nährstoffuntersuchungen hinaus den Einfluß der partiellen Sterilisation auf eine Anzahl bodenbewohnender Pilze zu prüfen. Erfolgt durch sie eine Hemmung oder Förderung des Wachstums, ist diese Wirkung etwa von anderen Bodenbedingungen, insbesondere dem Nährstoffgehalt abhängig, beruht sie auf einer Veränderung antibiotischer Erscheinungen, oder handelt es sich um einen reinen Nährstoffeffekt, — diese Fragen galt es zu beantworten.

Abschließend muß darauf hingewiesen werden, daß hier der Begriff „antibiotisch" zum Teil in einem allgemeineren Sinne gebraucht wird. Daher werden nicht nur solche Hemmungserscheinungen als antibiotisch bezeichnet, die sich durch hohe Wirksamkeit bei geringster Konzentration auszeichnen, sondern generell Wachstumsstörungen, die durch mikrobielle Umsetzungen entstehen, abgesehen selbstverständlich von p_H-Verschiebungen, Festlegung bestimmter Grundnährstoffe in den Mikrobenzellen u. dgl. Vielleicht wäre hier die Verwendung des Begriffs „Antagonismus" dem medizinisch weitgehend festgelegten Begriff der „Antibiose" vorzuziehen. In der vorliegenden Arbeit sind jedoch beide Formulierungen als gleichwertig verwendet.

B. Methodisches und Material.

1. Allgemeines.

Die Wachstumskontrolle der Pilze erfolgte mit dem Impfplattenverfahren (Winter, 1947). Einzelheiten der Methodik decken sich mit der Arbeitsweise im ersten Teil dieser ökologischen Untersuchungen (Winter, 1950). Es wurden auch dieselben dort gebrauchten Böden (Komposterde und Gartenerde) nach gleicher Vorbereitung verwandt. Die Prozentangaben für die Nährstoffzusätze beziehen sich, wenn nicht anders angegeben, auf den Wassergehalt des Bodens (40 % der M. W. K.).

Die Pilze wurden aus den bei den Untersuchungen verwandten Böden isoliert. Es handelt sich im einzelnen um folgende Formen.

a) Aus Gartenerde. L 1 *Cladosporium* sp., L 2 steriles septiertes Mycel, L 3 steriles septiertes Mycel, L 4 steriles septiertes Mycel, L 5 *Chaetomium* sp., L 6 *Fusarium* sp., L 8 *Verticillium glaucum*, L 11 *Fusarium* sp., L 13 steriles septiertes Mycel, L 14 steriles septiertes Mycel.

b) Aus Komposterde. K 5 *Chaetomium* sp., K 6 *Penicillium* sp., K 4 steriles septiertes Mycel.

Weitere aus Gartenerde isolierte Pilze wurden unter der Gruppe C (S. 153) zusammengefaßt (C1, C 2 usw.). Die Überprüfung ihres Verhaltens erfolgte aber weniger eingehend als bei den vorgenannten Pilzen, die Ergebnisse werden daher nur anhangweise kurz diskutiert.

Schließlich wurde auch *Rhizoctonia solani*, der Erreger der Rhizoctonia-Krankheit der Kartoffeln, in diese Untersuchungen einbezogen (S. 155).

Die Versuchsdauer betrug 11 bzw. 14 Tage. Jedem Wert lagen 48—60 Messungen zugrunde. Die partielle Sterilisation wurde durch zweistündiges Erhitzen in strömendem Dampf erreicht. — Der p_H-Wert der Böden betrug 6,8 in der Gartenerde und 6,3 in der Komposterde, er änderte sich durch die part. Sterilisation oder die Nährstoffgaben im Laufe der Versuche nicht, konnte also nicht zum begrenzenden Faktor für die Entwicklung der Pilze werden.

2. Die Korrelation zwischen Koloniendurchmesser, Hyphendichte und Myzelmenge.

Das Impfplattenverfahren beruht auf der Messung des Koloniendurchmessers, schließt also aus ihm auf die Mycelentwicklung des Pilzes. Nun schwankt aber die Myceldichte nicht selten unabhängig vom Koloniendurchmesser. Es kann also unter Umständen einem größeren Kolonienradius eine geringere Myceldichte entsprechen. Rückschlüsse vom Koloniendurchmesser auf die Menge des Pilzmycels sind in solchem Falle also mit einem unter Umständen stark ins Gewicht fallenden Fehler behaftet. Im Interesse eindeutiger Resultate mußte also für das Impfplattenverfahren die Korrelation zwischen Kolonienradius und Hyphendichte einer Prüfung unterzogen werden. Besonders geeignet für solche Untersuchungen war der Stamm L 14, der namentlich in sterilen Böden ein sehr gleichmäßiges und kräftiges Wachstum aus dem Impfstück heraus erkennen ließ.

Neben dem Längenwachstum des Pilzes in Form des Kolonienradius (vom Rande des Impfstücks gerechnet) mußte in einem stets gleichen Abstand vom Impfstück die Anzahl der Hyphen je Flächeneinheit, die Hyphendichte pro Blickfeld bei bestimmter Vergrößerung im Mikroskop, bestimmt werden. Dabei wurde zur Messung der Hyphendichte zunächst mit dem Leitzobjektiv 3,5 x das zur Messung des Kolonienradius benutzt wurde, der Objektträgertisch so eingestellt, daß gerade noch die Kante des Impfstücks am Rande des Gesichtsfeldes zu erkennen war. Dann wurde das Objektiv gegen das Leitzobjektiv 12 x durch Drehung des Revolvers ausgetauscht und entlang dem zum Radius der Pilzkolonie senkrechten Durchmesser des Gesichtsfeldes die Anzahl der diesen Durchmesser schneidenden Hyphen festgestellt. Man muß sich also um das kreisrunde Impfstück mit gleichem Mittelpunkt einen Kreis geschlagen denken, der in stets gleichem Abstand, d. h. bei allen Messungen gleichen Abstand, den Mittelpunkt des Gesichtsfeldes schneidet. Die in diesem Schnittpunkt an den Kreis gelegte Tangente ist dann der zum Kolonienradius senkrechte Durchmesser des Gesichtsfeldes, und die diese Tangente innerhalb des Gesichtsfeldes mehr oder minder senkrecht durchwachsenden Hyphen geben das Maß für die Dichte der Kolonie. Genau wie der Kolonienradius wurde auch die Anzahl der Hyphen in vier aufeinander senkrechten Richtungen, also in den vier Quadranten der Kolonie, gemessen. Jedem Wert liegen also rund 60 Messungen des Längenwachstums und der Hyphendichte zugrunde.

Die Ergebnisse sind in den Abb. 1—3 zusammengefaßt. Es besteht also in dem hier untersuchten Fall eine hinreichende Parallelität zwischen Hyphenlänge und Hyphendichte.

Sucht man ein exaktes Maß für die Menge des Mycels, so müßte die Länge der Hyphen mit der Hyphendichte multipliziert werden. Die so errechneten Werte

für die Hyphenmengen sind in den Abb. 4—6 als Funktion der Nährstoffkonzentrationen eingetragen. Wie nicht anders zu erwarten, zeigen diese Kurven bei gleichsinniger Veränderung von Hyphenlänge und Hyphendichte stärker ausgeprägte Maxima und Minima. Die Überprüfung der Methodik nach dieser Richtung darf also als zufriedenstellend angesehen werden.

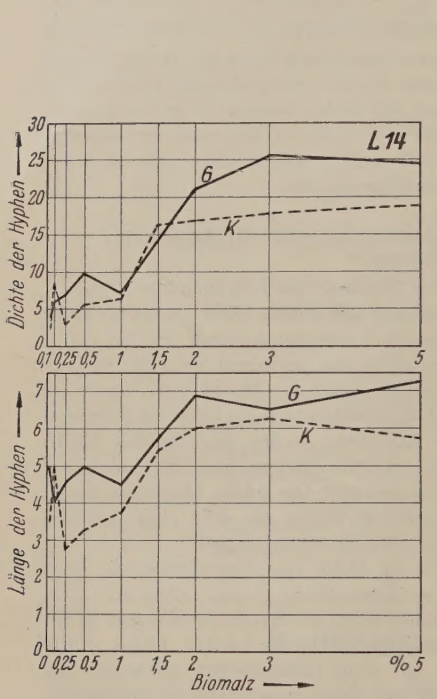

Abb. 1.

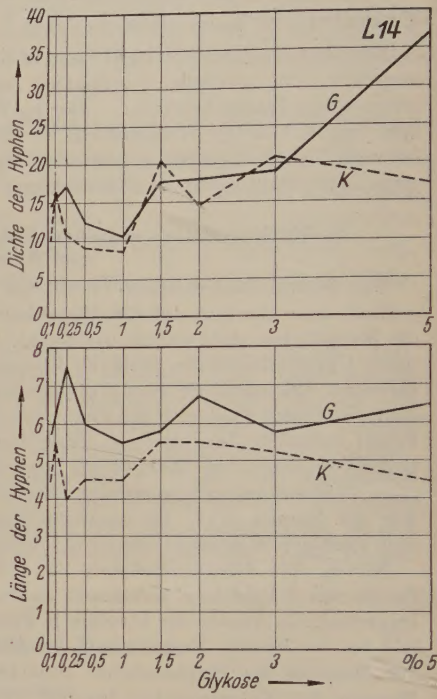

Abb. 2.

Abb. 1. Hyphenlänge und Hyphendichte des Stammes L 14 in partiell sterilisierter Garten- und Komposterde nach Zugabe verschiedener Konzentrationen von Biomalz. Die Impfplatten verblieben 14 Tage im Boden. Die Konzentrationen beziehen sich auf den Wassergehalt des Bodens. *G* Gartenerde; *K* Komposterde.

Abb. 2. Wie Abb. 1, jedoch mit Zugabe von Glykose.

C. Experimenteller Teil.

1. Zur Ökologie des Bodenpilzes L 14 (steriles septiertes Mycel).

Die Abhängigkeit des Pilzes L 14 von verschiedenen Nährstoffkonzentrationen wurde eingehender untersucht als bei den übrigen Pilzen, da gleichzeitig die Korrelation zwischen Hyphendichte und Hyphenlänge einer detaillierten Prüfung unterzogen wurde (siehe oben).

Mit Rücksicht auf das sehr geringe Wachstum in natürlichem Boden wurden die Untersuchungen auf partiell sterilisierte Böden beschränkt.

Aber auch hier mußte ein Vergleich mit dem Verhalten von *Ophiobolus graminis* interessant sein, da dieser Pilz auch in partiell sterilisiertem Boden infolge der Interferenz biotischer Faktoren niemals gesetzmäßige Beziehungen zwischen der Nährstoffkonzentration und seinem Wachstum erkennen läßt (Winter, 1950).

Auch bei L 14 (Abb. 1—6) zeigen sich Unregelmäßigkeiten im Kurvenverlauf, die aber mehr als methodisch bedingte Streuungen aufgefaßt

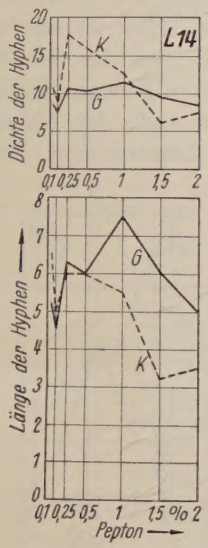

Abb. 3.

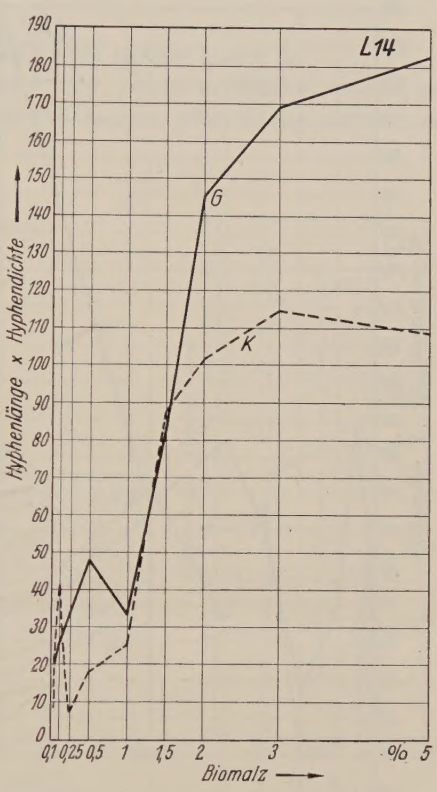

Abb. 4.

Abb. 3. Wie Abb. 1, jedoch mit Zugabe von Pepton.

Abb. 4. Das Produkt aus Hyphenlänge und Hyphendichte für den Stamm L 14 nach Wachstum in partiell sterilisierter Garten- und Komposterde (vgl. Abb. 1) bei Zugabe verschiedener Konzentrationen von Biomalz. *G* Gartenerde; *K* Komposterde.

werden dürfen. Im ganzen läßt sich aber doch bei Glykose-, Biomalz- und Peptonzugaben ein gesetzmäßiger Verlauf der Kurven erkennen. Er ist insbesondere für Glykose und Biomalz in Komposterde und Lößlehm von erstaunlicher Gleichartigkeit, während bei Peptongaben ein gewisser Unterschied hinsichtlich der Wirkung in Garten- und Komposterde nicht zu verkennen ist. L 14 ist also in keiner Weise gleich empfindlich gegen Einflüsse der übrigen Bodenmikroben wie *Ophiobolus graminis*. Unberührt von den Unterschieden im Mikrobenbestand der beiden — ja

nur partiell sterilisierten — Böden bleibt die Wirkung der verschiedenen Nährstoffkonzentrationen in beiden Böden stets gleich. Auf dieses gegenüber *Ophiobolus graminis* und auch anscheinend den meisten übrigen hier untersuchten Bodenpilzen abweichende Verhalten deutet, wie wir noch sehen werden, auch die Tatsache hin (vgl. Abb. 15), daß bei L 14 Nährstoffgaben verschiedener Art mit nur einer Ausnahme im natürlichen Boden stets eine Erhöhung der Entwicklung auslösen. Hier ist also nicht ausschließlich der Gehalt des Bodens an Hemmungsstoffen, sondern auch der Nährstoffgehalt begrenzender Faktor.

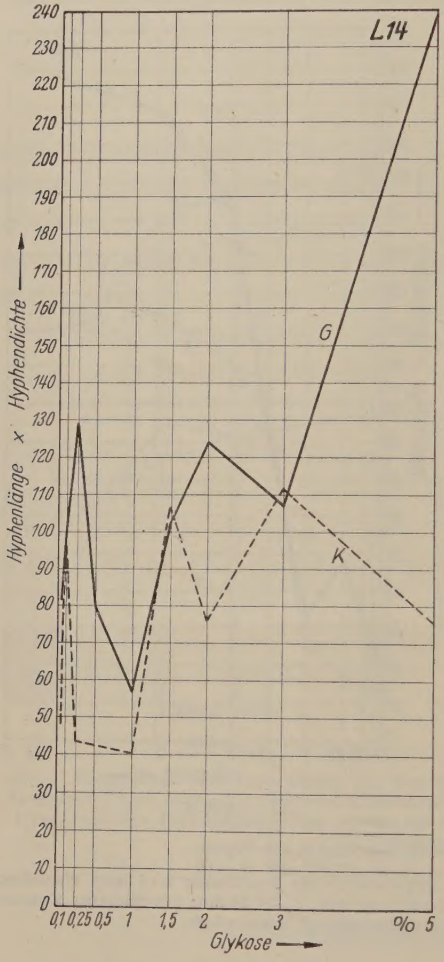

Abb. 5.

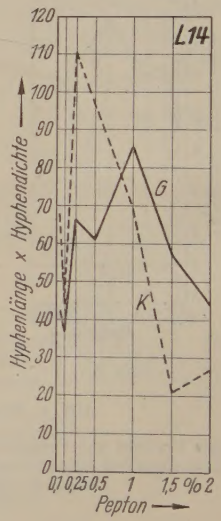

Abb. 6.

Abb. 5. Wie Abb. 4, jedoch mit Zugabe von Glykose.
Abb. 6. Wie Abb. 4, jedoch mit Zugabe von Pepton.

Bemerkenswert ist der gesetzmäßige Zusammenhang zwischen Hyphenmenge und Biomalzgaben (Abb. 4), wie er für viele Nährstoffwirkungen in Reinkulturen charakteristisch ist. Der gleichsinnige Verlauf des Kurvenzuges in Kompost- und Gartenerde unterstreicht nochmals die Zuverlässigkeit der Methode. Dieser mathematisch faßbare Verlauf der

Kurve ist um so bemerkenswerter, als wir, Parallelität zwischen Hyphenmenge und Hyphendichte vorausgesetzt, im gleichen Fall bei *Ophiobolus graminis* mit einer Verstärkung des unregelmäßigen Kurvenverlaufes rechnen müßten.

2. Zur Ökologie der Bodenpilze Gruppe L und K.

0,5% Glykose, 0,5% Biomalz oder 0,25% Pepton (Witte) wurden zu natürlicher oder partiell sterilisierter Garten- oder Komposterde mit

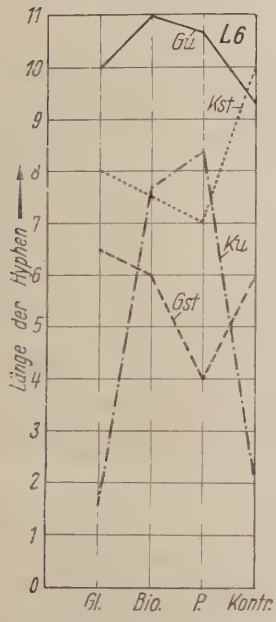

Abb. 7.

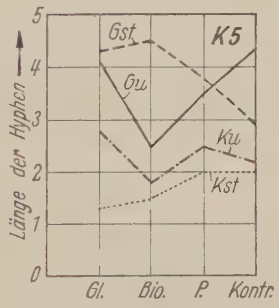

Abb. 8.

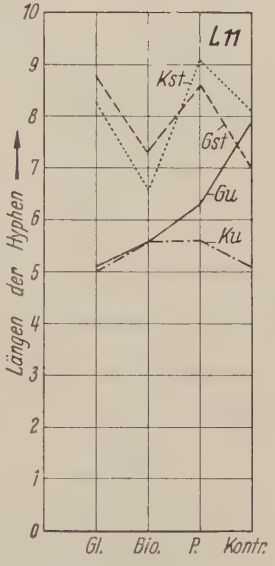

Abb. 9.

Abb. 7—18. Das Wachstum der Pilze L 6, K 5, L 11, L 3, K 4, L 2, L 4, L 13, L 14, K 6 und L 8 in natürlicher und partiell sterilisierter Kompost- und Gartenerde ohne Nährstoffzugabe (Kontrolle) und bei Zugabe von 0,5% Biomalz (Bio) bzw. 0,5% Glykose (Gl) oder 0,25% Pepton (P). Die Konzentrationen beziehen sich auf den Wassergehalt des Bodens. Versuchsdauer 14 Tage. *Gu* Gartenerde unsterilisiert, *Gst* Gartenerde sterilisiert, *Ku* Komposterde unsterilisiert, *Kst* Komposterde sterilisiert.

40% Wassergehalt (berechnet auf M. W. K.) gegeben. So wurde die Wirkung der wichtigsten Nahrungsquellen geprüft und gleichzeitig durch die Biomalzgaben mit ihrem hohen Wirkstoffgehalt eventueller Wirkstoffmangel im Boden erfaßt. Die Abb. 7—18 zeigen die Wirkung der verschiedenen Wirkstoffgaben. Der Übersichtlichkeit halber ist die Reaktion des Pilzes in jedem Boden durch einen von Nährstoffgabe zu Nährstoffgabe geraden Linienzug dargestellt.

Bei der Auswertung der Versuche darf nicht übersehen werden, daß der Pilz in den Impfstückchen eine Nährstoffreserve besitzt, von der aus er in der feuchten Kammer die Glasoberfläche nicht selten bis zu einem Radius von 20 mm mit

einem dichten Mycel überziehen kann. Das Wachstum der Pilze in den untersuchten Böden mit oder ohne Nährstoffgaben erreicht nur selten oder gar nicht dieses Ausmaß. Schon hierin zeichnet sich das Überwiegen der Hemmungswirkungen im Boden ab. Man könnte daher auch jede Erhöhung des Wachstums, sofern sie diese Grenze nicht überschreitet, als eine Folge abgeschwächter Hemmungswirkungen auffassen. Um aber auf jeden Fall die Nährstoffwirkungen nicht zu unterschätzen, wurde hier *jede* deutliche Steigerung der Entwicklung durch Nährstoffgaben gegenüber den Kontrollen als Nährstoffeffekt betrachtet. Höchstwahrscheinlich ist also ein Teil dieser Effekte andersartig zu erklären.

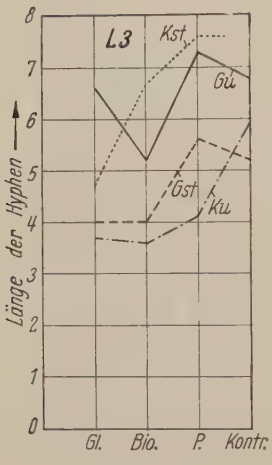

Abb. 10.

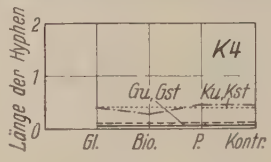

Abb. 11.

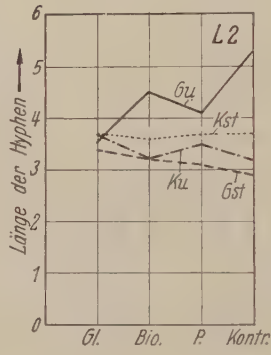

Abb. 12.

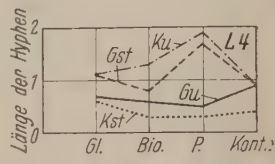

Abb. 13.

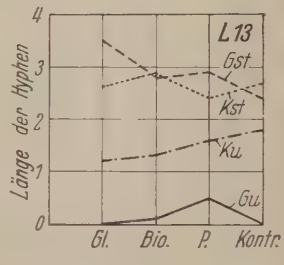

Abb. 14.

Es erscheint der Übersichtlichkeit halber zweckmäßig, in der Erörterung der Ergebnisse eine Trennung zwischen der Nährstoffwirkung und dem Einfluß der partiellen Sterilisation durchzuführen.

a) Zur Nährstoffwirkung.

Eingangs sei auf das aus der Regel fallende Verhalten des Stammes L 1 hingewiesen. Er zeigte in keinem Falle, einerlei welcher Boden, welche Nährstoffgabe und ob partiell sterilisiert oder nicht, auch nur die geringste Entwicklung aus dem Impfstück heraus. Es handelt sich also offensichtlich um einen Pilz, dessen Sporen zufällig in den Boden hineingeraten waren, und der nicht als „bodenständig" angesehen werden kann. Eine graphische Darstellung seines Verhaltens erübrigt sich daher. Sehr ähnlich verhält sich der Pilz K 4 (Abb. 11), der zwar eine sehr geringe Entwicklung nach partieller Sterilisation erkennen läßt, insgesamt aber auch kaum als autochthon angesprochen werden kann. Da der p_H-Wert der Böden, dem Verhalten der Pilze auf künstlichen Nährböden nach zu urteilen, mit 6,8 bzw. 6,3 als sehr günstig

anzusehen war und Nährstoffmangel, zumindest in einigen Versuchen, gleichfalls nicht vorliegen konnte, wird man auf die begrenzende Wirkung von Hemmungsfaktoren schließen müssen, die auch durch die Erhitzung nicht beseitigt werden können. Es liegt hier also ein wesentlich anderes Verhalten vor, als wir es etwa von *Ophiobolus graminis* her kennen.

Für alle anderen hier untersuchten Pilze liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Nährstoffwirkung aber zumeist nicht so sehr viel anders als

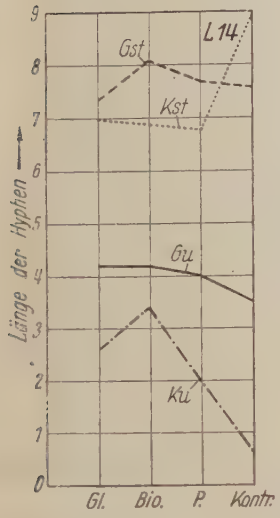

Abb. 15.

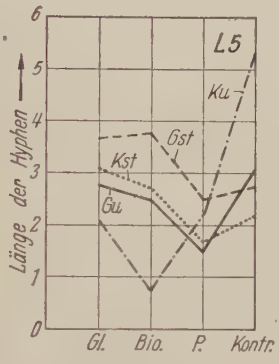

Abb. 16.

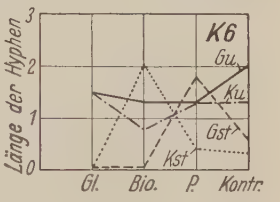

Abb. 17.

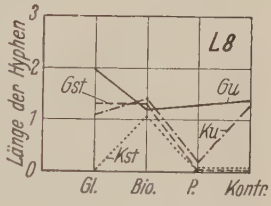

Abb. 18.

bei *Ophiobolus graminis*. In den natürlichen Böden ist nur bei L14 (Abb. 15) und L 6 (Abb. 7) eine wirklich bedeutsame günstige Wirkung einiger Nährstoffgaben feststellbar. Es verdient besondere Beachtung, daß in solchen Fällen sowohl im Kompost wie in der Gartenerde (mit einer Ausnahme für L 6 bei Glykosezugabe) bei allen untersuchten Zusätzen in den natürlichen Böden eine Steigerung zu verzeichnen ist.

Es ist also auch hier für die weitaus größte Zahl der untersuchten Pilze, nämlich für 11 von insgesamt 13, in den natürlichen Böden nicht Nährstoffmangel der entwicklungsbegrenzende Faktor, sondern es müssen irgendwelche Hemmungsstoffe im Boden vorhanden sein, die auch bei ausreichender Nährstoffzufuhr keine bessere Entwicklung gestatten.

Man wird den Einwand erheben, daß eine solche Entscheidung gar nicht gefällt werden kann, weil bei Nährstoffzugabe das gesamte Mikrobenleben sofort so stark beeinflußt wird, daß es mit der Mikroflora des Kontrollbodens keinerlei Ähnlichkeit mehr hat. Mit anderen Worten: wenn im natürlichen Boden Nährstoffmangel der begrenzende Faktor ist, so könnte durch die Nährstoffzugabe die Mikroflora so verändert werden, daß vorher nicht vorhandene starke antibiotische

Wirkungen für den auf seine Entwicklung zu prüfenden Organismus auftreten. Streng genommen dürfte also eine unmittelbare Entscheidung dieser Frage unmöglich sein. Man muß sich daher dahingehend einigen, daß eben von Nährstoffmangel gesprochen wird, wenn eine positive Wirkung der Nährstoffgabe feststellbar ist, und Nährstoffmangel nicht als begrenzender Faktor anzusehen ist, wenn bei Zugabe der wichtigsten Nähr- und Wirkstoffe keine Förderung der Entwicklung beobachtet wird. Doch scheint mit Hilfe der hier eingeschlagenen Versuchsanstellung darüber hinaus eine, wenn auch nicht unmittelbare, so doch indirekte und wahrscheinliche Lösung möglich. Wir können nämlich feststellen, daß einige Pilze wie L 14 und L 6 in beiden natürlichen Böden durch Nährstoffgaben immer oder fast immer gefördert werden. Umgekehrt reagieren K 4 (Abb. 11), L 4 (Abb. 13), L 2 (Abb. 12), L 13 (Abb. 14) und schließlich auch der oben erwähnte Stamm L 1 auf alle Nährstoffgaben stets nur sehr schwach und L 3 (Abb. 10) zeigt zumeist eine Wachstumsverminderung. Bei der sicher stark abweichenden Zusammensetzung der Mikroflora in beiden Böden, der heftigen Störung des mikrobiologischen Gleichgewichtes durch die partielle Sterilisation oder die verschiedenartigen Nährstoffgaben und der damit verbundenen Änderung antibiotischer Wirkungen kann daher nur geschlossen werden, daß die Reaktion des Pilzes auf den Bodenzustand vor der Nährstoffgabe oder der partiellen Sterilisation ein immerhin so entscheidendes Moment sein *kann*, daß die nachträglichen, über die Mikroflora verlaufenden Wirkungen den charakteristischen Einfluß des Bodens nicht wesentlich zu verändern vermögen. Hinweise auf die Ursachen der Hemmung vor der experimentellen Änderung des Bodenmilieus durch Nährstoffe oder partielle Sterilisation gibt es also, und in dem eben Gesagten zeichnet sich schon ab, daß nicht nur im Augenblick des Versuchs entstehende Hemmungen die Ergebnisse bestimmen. Doch wir werden sofort wieder auf diese Fragen zurückkommen. Vorher mag in diesem Zusammenhang noch darauf hingewiesen werden, daß die hier vorgetragenen Einschränkungen auch für die Untersuchungen von Waksman und Starkey (1923) gelten. Auch bei der partiellen Sterilisation und den Nährstoffgaben in ihren Versuchen wurden die Verhältnisse im Boden so weitgehend verändert, daß ein absolut sicherer Rückschluß auf die ursprünglichen Zustände im unbehandelten Boden nicht ohne weiteres statthaft ist.

Nun soll mit dem Hinweis auf die mögliche Bedeutung ursprünglicher, im Boden vorhandener und schwer zu beeinflussender Hemmungszustände nicht gesagt werden, daß nach den Nährstoffgaben in einer Herabsetzung des Pilzwachstums sichtbare, neu auftretende Hemmungswirkungen weniger bedeutsam wären. Sie sind, wie ein Blick auf die Abbildungen zeigt, sehr häufig, und ihr Auftreten weist sehr deutlich darauf hin, daß wir auch bei den in den natürlichen Böden an sich schon vorhandenen Nährstoffen mit primären biotischen Hemmungen rechnen müssen. Beide Einflüsse, ursprüngliche, die Änderung der Bodenzustände überdauernde und sekundäre, nach der Nährstoffgabe oder partieller Sterilisation einsetzende Hemmungen werden häufig gleichzeitig auftreten und das Bild so verwirren, daß wohl auch eine falsche Analyse des Geschehens unterlaufen kann. Es soll hier aber betont werden, daß eine ins einzelne gehende Analyse der Kurven ohnehin nicht angebracht erscheint. Dafür ist das Geschehen zu komplex, und man wird sich damit begnügen müssen, einige allgemeine Grundzüge herauszuarbeiten.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß nicht Nährstoffmangel, sondern zumeist Hemmungszustände im Boden die Entwicklung der Pilze begrenzen. Es bleibt aber zu fragen, in welchem Umfang diese Hemmungen biotischer und wie weit sie abiotischer Natur sind. Kein Zweifel, daß in allen Fällen, in denen Nährstoffgaben die Entwicklung der Pilze herabsetzen, biotische Faktoren maßgeblich am Werk sind, die durch die Nährstoffzufuhr modifiziert oder überhaupt erst manifest werden. Das gilt z. B. besonders für den Stamm L 3 (Abb. 10). Hier ist die hemmende Wirkung von Glykose aber auch Biomalzgaben in allen Böden, ob partiell sterilisiert oder nicht, stets sehr ausgeprägt. Einzelne Nährstoffe wirken aber bei allen Pilzen, außer K 4, L 4 und L 13 (Abb. 11, 13, 14), stark hemmend und deuten so auf den Ablauf antibiotischer Prozesse im Augenblick des Versuchs. Bemerkenswert ist schließlich in allen Böden die in der Regel gegenüber den künstlichen Nährböden minimale Förderung der Entwicklung, sofern eine solche überhaupt zu verzeichnen ist. Das könnte natürlich zunächst eine Folge der Nährstoffkonkurrenz im Boden sein, denn wir wissen, daß so leicht zersetzliche Zusätze wie Glykose, Biomalz u. dgl. sehr rasch veratmet werden, die Nährstoffwirkung also rapide abfällt und nur sehr kurze Zeit anhält. Wir dürfen aber nicht übersehen, daß z. B. bei L 6 (Abb. 7) in beiden Böden, bei K 5 (Abb. 8) in der Gartenerde, bei L 11 (Abb. 9) in der Gartenerde, bei L 14 (Abb. 15) in der Komposterde und bei L 2 (Abb. 12) in der Gartenerde die Kurven für partiell sterilisierte und natürliche Böden mehr oder minder invertiert sind, also spiegelbildlich verlaufen. Man kann hierfür keine Veränderung der Nahrungskonkurrenz verantwortlich machen, da sie niemals einen in dem einen Boden förderlichen Stoff durch Ausschaltung einiger Mikrobenarten (part. Sterilis.) zu einem Hemmnis der Entwicklung umwandeln kann und vice versa. Es müssen hier schon Vorgänge mikrobiologischer Art eingeschaltet sein, die zu antibiotischen Wirkungen führen oder sie paralysieren.

Sehen wir uns nun aber die Reaktion der Stämme K 4, L 2 und L 4 (Abb. 11, 12, 13) auf Nährstoffgaben an, so müssen wir feststellen, daß die Beeinflussung durch alle Varianten des Experimentes sehr gering ist. Gleiches gilt ja auch für den eingangs erwähnten Stamm L 1, der unter den Bedingungen des Experiments niemals Wachstum zeigte. Es handelt sich also um Hemmungszustände, die weder durch kräftige Verschiebungen des mikrobiologischen Gleichgewichts, noch durch die mit der partiellen Sterilisation verknüpften chemischen Umsetzungen stark beeinflußt werden. Man wird sie daher wohl als thermostabile, abiotische Bestandteile des Bodens ansehen müssen. Auch der Kurvenverlauf bei L 13 ist nicht spürbar durch die Nährstoffgaben beeinflußt, nur die partielle Sterilisation entscheidet über die Wachstumsintensität. Hier deutet vieles darauf hin, daß wir es mit thermolabilen, abiotischen

Bodenbestandteilen zu tun haben. Selbstverständlich können sie — ob thermostabil oder -labil — biotischen Umsetzungen ihre Entstehung verdanken. Man muß aber wohl unter dem Begriff des biotischen Faktors hier mikrobiologische Prozesse oder Produkte verstehen, die auch im Augenblick des Versuchs noch wirksam ablaufen bzw. entstehen, ja deren ununterbrochenes Fortschreiten oder Neubildung Voraussetzung ihrer Wirksamkeit und damit Nachweisbarkeit ist, sei es, daß die Antagonisten den Pilzhyphen unmittelbar benachbart sind und sie durch unmittelbare Toxinwirkung oder gar Parasitierung (vgl. Winter, 1949) schädigen, sei es daß ihre Toxine durch die Bodenlösung zur Wirksamkeit gelangen und einer dauernden Zerstörung ausgesetzt sind. Bei dem überragenden Anteil der Mikroben an allen Umsetzungen im Boden müßte man sonst fast alle wesentlichen Bodenfaktoren — vielleicht außer den Mineralien — als biotische Kräfte bezeichnen. Sogar der p_H-Wert wäre teilweise als biotischer Faktor anzusehen. Stabilere Produkte des biologischen Abbaus im Boden, soweit sie biotische Wirkungen ausüben und deren Bildung zeitlich zurückliegt, wird man daher den abiotischen Faktoren zurechnen müssen. Ob hier kolloide Bestandteile des Bodens, seien es tonige oder humose Anteile oder sonstige stabile Zersetzungsprodukte, eine Hemmungswirkung ausüben, diese Frage kann nur durch weitere Untersuchungen geklärt werden. Hingewiesen sei nur darauf, daß nach den Erfahrungen von Likais (1950) Tonaufschwemmungen die Infektiosität bodenbewohnender *Pythium*-Arten außerordentlich stark herabsetzen können. Zweifellos verdient aber dieser Fragenkomplex vom Standpunkt des Bodenmikrobiologen und des Pathologen aus einige Beachtung.

Schließlich sei aber noch betont, daß eine weitere Quelle antibiotischer Wirkungen in den in den Boden gelangenden unzersetzten Pflanzenteilen selbst zu sehen ist. Eingehende Untersuchungen des Verfassers, über die zu berichten hier nicht der Ort ist, haben ergeben, daß antibiotisch wirksame Substanzen in zahlreichen Pflanzen in ausreichenden Konzentrationen vorhanden sind, um Pilze oder Bakterien deutlich zu hemmen oder in Einzelfällen zur Einstellung des Wachstums zu zwingen. Wie weit, namentlich in der Komposterde solche Vorgänge die Entwicklung der hier untersuchten Pilze beeinflussen, kann hier nicht entschieden werden. Untersuchungen in dieser Richtung sind eingeleitet. Nur soviel muß gesagt werden, daß diese antibiotischen Erscheinungen hier in dem oben erwähnten Sinne als abiotische Faktoren registriert werden, da sie schwerlich durch Nährstoffgaben irgendwie beeinflußt werden, und ihre Bildung zeitlich zurückliegt. Da weiter solche Antibiotika nach den Erfahrungen des Verfassers teils thermolabil, teils thermostabil sind, kann auch die Wirkung der partiellen Sterilisation auf das Pilzwachstum nicht zur Klärung dieser Frage herangezogen werden.

Bei der Besprechung der abiotischen, wenn vielleicht auch biotisch beeinflußten Faktoren muß wohl auch darauf hingewiesen werden, daß eine Kontrolle des p_H-Wertes zu Beginn und am Ende der Versuche in keinem Falle Hinweise ergab, daß die reichliche Zufuhr von leicht zersetzlichen Kohlenhydraten oder Pepton eine Ansäuerung oder Alkalisierung des Bodens zur Folge hatte. Es handelt sich

um stark gepufferte Böden, die schon an sich p_H-Verschiebungen außerordentlich erschwerten.

Von einigem Interesse dürfte auch die Tatsache sein, daß das wirkstoffreiche Biomalz sich gegenüber den anderen Nährstoffgaben wie Glykose und Pepton in keiner Weise durch eine bessere Wirkung auszeichnet. Das gilt einmal für die Pilze, die durchweg auf die Nährstoffgaben nicht oder negativ reagieren, dann aber auch für die Stämme L 14 und L 6 mit ihrer Entwicklungssteigerung nach Nährstoffzugabe. Ein Mangel an Wirkstoffen hat also gleichfalls für die untersuchten Pilze in dem natürlichen Gartenboden und der Komposterde keine Bedeutung als wachstumsbegrenzender Faktor.

b) Zur Wirkung der partiellen Sterilisation.

Die Wirkung der partiellen Sterilisation ist erstaunlich ungleichmäßig. Betrachten wir zunächst die Reaktion der Pilze auf den Kontrollböden ohne Nährstoffgaben. Bei K 4 (Abb. 11), L 1 (siehe oben) und L 4 (Abb. 13) ist weder im Kompost noch in der Gartenerde eine merkliche Wirkung zu erkennen. Bei K 5 (Abb. 8), L 5 (Abb. 16), K 6 (Abb. 17) und L 8 (Abb. 18) ist in beiden Fällen eine Herabsetzung und bei L 14 (Abb. 15) und L 13 (Abb. 14) umgekehrt eine Verstärkung der Pilzentwicklung zu beobachten. Dagegen wirkt sich bei L 6 (Abb. 7), L 11 (Abb. 9), L 3 (Abb. 10) und L 2 (Abb. 12) die partielle Sterilisation in der Gartenerde hemmend, in der Komposterde dagegen fördernd aus. Dieser von Fall zu Fall verschiedenartige Effekt ist aber an sich nicht überraschend.

Wie nämlich schon Winter (1942) nachgewiesen hat, setzt sich die Wirkung der partiellen Sterilisation aus verschiedenen, einander zum Teil entgegenarbeitenden Prozessen zusammen, nämlich der Nährstoffaufschließung, einer bei erhöhter Temperatur zunehmenden Bildung toxischer Stoffe und der Zerstörung thermolabiler Toxine und hitzeempfindlicher antibiotisch wirksamer Mikroben, so daß die Wirkung nach den Bedürfnissen und Empfindlichkeiten des Pilzes variieren kann. Es zeigt sich hier wiederum, wie falsch es ist, für das Problem der im allgemeinen für höhere und niedere Pflanzen als förderlich angesehenen partiellen Sterilisation eine generelle Erklärung zu suchen. Es handelt sich um ein so vielseitiges Geschehen, daß von Fall zu Fall andere Vorgänge die Richtung bestimmen können. Es ist bereits oben darauf hingewiesen worden, daß aus den Untersuchungen von Waksman und Starkey nicht entnommen werden kann, wie weit im Boden neben dem Nährstoffmangel andere Faktoren, insbesondere antibiotische Kräfte für die Begrenzung der Gesamtkeimzahlen oder die Entwicklung einer einzelnen Art entscheidend sind.

Wie steht es nun aber mit den Ursachen der günstigen Wirkung partieller Sterilisation bei den Stämmen L 13 und L 14?

Hier ist zunächst auf die bei L 13 fehlende (Abb. 14) und bei L 14 (Abb. 15) im Vergleich zu der Wirkung der partiellen Sterilisation nur sehr geringfügige Steigerung der Entwicklung durch verschiedene Nähr-

stoffgaben in den natürlichen Böden hinzuweisen. Für L 13 dürfen wir daher annehmen, daß die Zerstörung von Hemmungsstoffen oder antagonistischen Mikroben das entscheidende Moment ist, während bei L 14 neben solchen Vorgängen auch die Nährstoffaufschließung durch Erhitzung noch eine gewisse Bedeutung haben könnte. Da für *Ophiobolus graminis* (Winter, 1942) gleichsinnige Verhältnisse angetroffen wurden und Kosaroff (1907) die bekannte starke Entwicklung von *Pyronema confluens* nach partieller Sterilisation auf eine Zerstörung von Toxinen zurückführen konnte, darf man annehmen, daß jedenfalls für viele Pilze die günstige Wirkung der partiellen Sterilisation nicht in einer Nährstoffaufschließung, sondern in einer Beseitigung von Hemmungszuständen im allgemeinen noch unbekannter Natur im Boden besteht. Berücksichtigen wir weiter, daß überhaupt nur bei L 14 und L 13 eine günstige Wirkung der partiellen Sterilisation zu erkennen ist, während die Masse der untersuchten Stämme nicht oder negativ reagiert, so dürfen wir feststellen, daß die Wirkung der partiellen Sterilisation in mehrfacher Hinsicht uneinheitlich ist. Sie kann ungünstig und förderlich wirken, und die günstige Wirkung kann auf verschiedenen Ursachen, nämlich Nährstoffaufschließung und Hemmungsbeseitigung beruhen.

Wie außerordentlich stark nun gerade antibiotische Wirkungen den Effekt der partiellen Sterilisation bestimmen, das tritt sofort hervor, wenn wir die Wirkung partieller Sterilisation auf Böden verschiedenen Nährstoffgehaltes beobachten. Der Stamm L 6 (Abb. 7) wird in Komposterde ohne Nährstoffzugabe ganz auffallend gefördert, wenn der Boden erhitzt wurde. Bei Zugabe von Biomalz oder Pepton ist dieser Effekt so gut wie neutralisiert, um bei Glykosegaben wieder schroff hervorzutreten. Für den Stamm L 11 (Abb. 9) wiederum ist die partielle Sterilisation der Gartenerde so gut wie bedeutungslos, während bei Zugabe von Pepton, Biomalz oder Glykose eine zum Teil sehr deutliche Steigerung des Wachstums durch die Erhitzung zu erkennen ist. Entsprechende Umkehrungen finden wir bei K 5 (Abb. 8) in Gartenerde und schließlich in recht extremer Form nochmals bei Stamm L 5 (Abb. 16) in Komposterde: im Kontrollboden sehr deutliche Verminderung des Wachstums durch Erhitzung, Wirkungslosigkeit bei Peptongaben und sehr deutliche Steigerung bei Biomalzgaben. Diese Umkehrungen treten stets dann auf, wenn die Nährstoffgaben in den natürlichen Böden auffallend starke antibiotische Wirkungen auslösen, also das Wachstum des Pilzes (L 11, K 5, L 5) stark herabsetzen, und die partielle Sterilisation die solche Hemmungseffekte auslösenden Mikroben vernichtet oder anderweitig ausschaltet. In einem Fall aber (L 6 in Abb. 7) kommt diese Umkehrung offensichtlich so zustande, daß durch die Zugabe von Pepton und Biomalz (nicht aber Glykose) im natürlichen Kompost eine Wuchssteigerung, in der partiell sterilisierten Komposterde aber eine Hemmung des

Pilzwachstums entsteht. Nichts kann deutlicher demonstrieren, wie stark sekundäre Effekte den „Nährwert" der Biomalz-, Pepton- und Glykosegaben bestimmen. Ja, das Studium solcher Zusammenhänge führt zu der nicht unbegründeten Vermutung, daß schließlich auch eine Wuchssteigerung nach Nährstoffzugabe durchaus keine echte Nährstoffwirkung zu sein braucht, sondern daß sie sekundär zustande kommen kann, nachdem im Zuge einer Umsteuerung des mikrobiologischen Gleichgewichtes antibiotisch wirksame Mikroben zurückgedrängt wurden. Dann würde also die Bedeutung antibiotischer Erscheinungen noch viel weiter gehen, als man heute annehmen dürfte. Wir können uns jedenfalls den Mechanismus solcher gegenseitiger Beeinflussungen im Boden kaum zu vielseitig und wandlungsfähig vorstellen. Man vergleiche nur einmal die Kurven für die Nährstoffwirkung auf jeweils einer Bodenart für alle 12 Pilze, und man wird eine erstaunliche Mannigfaltigkeit verschiedenster Reaktionsweisen bei ihnen beobachten können. Auf jeden Bodenzustand antwortet eigentlich jeder Pilz in einer anderen Weise. Andere Bodenmikroben werden sich schwerlich stark abweichend verhalten. Man kann daher aus dieser verschiedenartigen Abhängigkeit von der Nährstoffzufuhr ersehen, welche Verschiebungen im mikrobiologischen Gleichgewicht im Gefolge von Nährstoffgaben erwartet werden können.

3. Zur Ökologie der Bodenpilze Gruppe C.

Nur dann wird man von einer schwerwiegenden Bedeutung antibiotischer Erscheinungen für die Erhaltung des mikrobiologischen Gleichgewichtes im Boden sprechen können, wenn für eine Vielzahl von Mikroben nachgewiesen ist, daß ihre Entwicklung in natürlicher Erde durch biotische Hemmungsfaktoren beeinflußt wird. Es war daher das Verhalten weiterer Bodenpilze in dieser Richtung zu überprüfen, bevor man zu endgültigen Schlüssen kam.

Daher wurden aus Gartenerde eine Anzahl Pilze isoliert, und zwar vor allem solche Formen, die auf den Platten häufig auftraten und somit wohl in diesen Böden als typische Bodenpilze gelten konnten. Trotzdem ergaben sich bei der Bestimmung der Pilze außerordentliche Schwierigkeiten. Einige Formen, so C 1, C 3, C 9, bildeten nur sterile Mycelien, andere (C 2, C 4, C 7) waren bisher nicht beschrieben, und nur C 5 wurde als *Trichoderma sp.* und C 11 als *Verticillium sp.* (nicht mit L 8 identisch) identifiziert. Doch ist die genaue systematische Zugehörigkeit nicht wesentlich, da es lediglich darum ging, das Verhalten einiger häufigerer Bodenpilze in dem Milieu, aus dem sie isoliert wurden, kennenzulernen. Die Prüfung erfolgte daher mit der Impfplattenmethode in Gartenerde und überdies in Komposterde. Die Böden wurden zur Hälfte durch Erhitzen partiell sterilisiert und jeweils zu der einen Hälfte der natürlichen

und partiell sterilisierten Böden 0,5% Biomalz hinzugegeben (Biomalzgehalt berechnet auf den Wassergehalt des Bodens 40% M. W. K.).

Von einer bedeutsamen Steigerung der Pilzentwicklung durch die in steriler Kultur außerordentlich günstig wirkenden 0,5% Biomalz kann in keinem Fall die Rede sein (vgl. Abb. 19 u. 20). Gesichert sind vielmehr nur einige deutliche Herabsetzungen der Pilzentwicklung bei C 1, C 5,

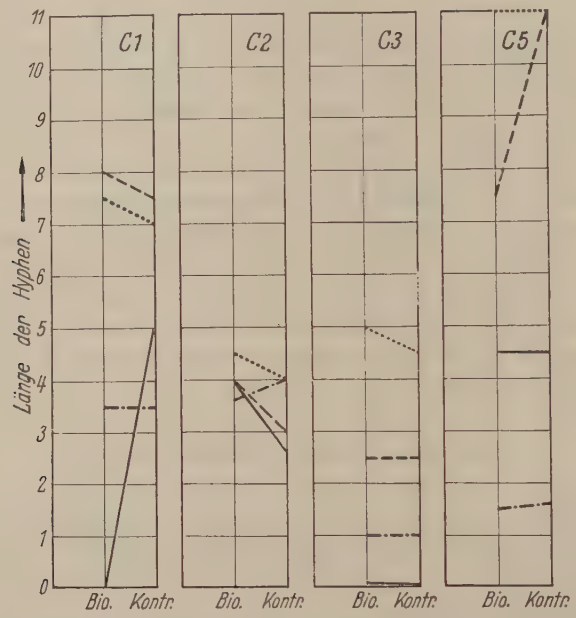

Abb. 19. Das Wachstum von Stamm C 1, C 2, C 3 und C 5 in natürlicher und partiell sterilisierter Kompost- und Gartenerde ohne Nährstoffgaben (Kontrolle) und nach Zugabe von 0,5% Biomalz (bezogen auf den Wassergehalt des Bodens). Versuchsdauer 14 Tage.

C 9 und vielleicht auch C 7 durch die Biomalzgaben. Die partielle Sterilisation erweist sich hier in den meisten Fällen als entwicklungssteigernd.

Auch diese Versuche bestätigen also, daß hier antibiotische Einflüsse, oder allgemeiner Hemmungszustände im Boden die Entwicklung der Pilze entscheidend beeinflussen, während Nährstoffzufuhr in Form von 0,5% Biomalz wirkungslos verpufft. Man darf daher wohl auf Grund der gesamten Feststellungen schließen, daß Hemmungszustände vor allem biotischer Art bei der Einstellung des mikrobiologischen Gleichgewichtes in natürlichen Böden, soweit davon zunächst die Pilze betroffen werden, dem Nährstoffgehalt an Bedeutung nicht nachstehen. Es soll also keineswegs die Bedeutung des Gehalts an organischen und anorganischen Nährstoffen geleugnet werden. Er ist Voraussetzung jeder

Mikrobentätigkeit und sicherlich für manche Pilze, die in diesen Versuchen nicht erfaßt wurden, der ausschließlich begrenzende Faktor. Die starke Pilzentwicklung nach Zugabe von Strohmehl u. dgl. zum Boden ist dafür eindeutiger Beweis. Als gleichberechtigter Faktor aber hat nach diesen Untersuchungen der Gehalt des Bodens an Hemmstoffen oder hemmenden Mikroorganismen zu gelten. Man denke hier auch nur an

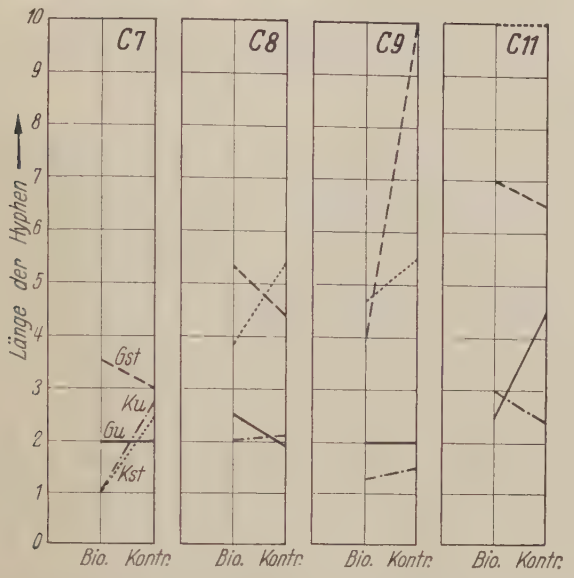

Abb. 20. Das Wachstum von Stamm C 7, C 8, C 9, C 11 in natürlicher und partiell sterilisierter Kompost- und Gartenerde ohne Nährstoffzugabe (Kontrolle) und nach Zugabe von 0,5% Biomalz (bezogen auf den Wassergehalt des Bodens). Versuchsdauer 14 Tage.

die enorme Entwicklung von *Pyronema confluens* auf partiell sterilisierten Böden — nach den Untersuchungen von Kosaroff (1907) ganz offensichtlich eine Folge der Zerstörung von Toxinen.

4. Zur Ökologie von Rhizoctonia solani.

Es erscheint empfehlenswert, für solche Untersuchungen insbesondere auch die Erreger von Pflanzenkrankheiten heranzuziehen, die im Boden anscheinend saprophytisch gedeihen können. Hier wird nämlich am leichtesten zu überprüfen sein, wie weit die Ergebnisse mit dem tatsächlichen Auftreten dieser Pilze als Krankheitserreger in Übereinstimmung zu bringen sind. Man wird mit anderen Worten beurteilen können, wie weit der experimentelle Befund, der ja letztlich einer ökologischen Untersuchung dient, alle für die Entwicklung des Pilzes im Freiland wesentlichen Faktoren erfaßt, also die tatsächliche Verbreitung erklären kann.

Solange uns breitere Unterlagen über die Abhängigkeit mikroskopischer Pilze vom Boden und Klima fehlen, verdient eine solche Auswahl der Versuchsobjekte besondere Beachtung. Man wende nicht ein, daß durch die Einschaltung der parasitischen Phase die Verhältnisse kompliziert würden und um so schwerer zu erfassen seien. Bei der Bedeutung der wurzelnahen Zone für viele Bodenmikroben als besonders günstiges Milieu und der häufigen leichten Verpilzung der Wurzeln, insbesondere der Epidermis, in mycorrhizaähnlicher Form und unserer noch geringen Kenntnis der an solchen Erscheinungen beteiligten Pilzarten wird für viele anscheinend frei im Boden lebende Formen die Situation häufig nicht minder kompliziert sein.

Es wurden daher gleichsinnige Versuche zur Ökologie des Erregers der Rhizoctoniakrankheit der Kartoffeln *Rhizoctonia solani* eingeleitet.

Impfplatten wurden wie beschrieben, mit 6 mm großen, von diesem Pilz durchwachsenen Agarstückchen beschickt und in natürliche und sterilisierte Garten- oder Komposterde mit oder ohne Zusatz von Biomalz (0,25, 0,5, 1,0 und 2,0% berechnet auf den Wassergehalt des Bodens), Pepton (0,125 oder 0,25% berechnet auf den Wassergehalt des Bodens), Strohmehl (0,25, 0,5, 1,0 und 2,0% berechnet auf lufttrockenen Boden) oder Strohmehl (in gleichen Konzentrationen) mit $Ca(NO_3)_2$ Zugabe (13 mg auf 100 g lufttrockenen Boden) eingelegt.

Unabhängig von der Vorbehandlung und der Art des Bodens und ebenso unabhängig von der Art und der Stärke der Nährstoffgabe war in allen Fällen stets das gleiche, *ganz außerordentlich starke* Wachstum des Pilzes zu verzeichnen. Die Entwicklung des Pilzes war so kräftig, daß die gesamte Erde oberhalb des Objektträgers bis zur Erdoberfläche (in den Petri-Schalen also etwa 2 cm) brotartig verbacken war, und daß er beim Umkehren der vorsichtig aus dem Boden herausgenommenen Objektträger als kompakte Masse an dem Glase hängen blieb. Diese Entwicklung war bereits nach 4 Tagen zu beobachten und nahm fernerhin kaum noch an Intensität zu. Nach lockerem Abschütteln der weniger fest haftenden Erde blieben an 6 Objektträgern mit je 3 Impfstellen durchschnittlich 80—120 g Erde haften, so daß man die Menge der so gewogenen Erde als Maßstab der Pilzentwicklung verwenden konnte. Diese Entwicklung von *Rhizoctonia solani* übertrifft alle anderen bisher untersuchten Pilze um ein Vielfaches und weicht in ihrer Einheitlichkeit bei allen Variationen von Bodentyp (Kompost, Gartenerde, Sand natürlich und partiell sterilisiert) und Nährstoffgabe völlig von den bisher untersuchten Bodenpilzen ab. Man könnte höchstens in dem Stamm K 4 und L 1 das negative Gegenstück der *Rhizoctonia* sehen, da K 4 und ebenso L 1 durch keine der Nährstoffgaben oder partielle Sterilisation zu einem merklichen Wachstum im Boden zu bewegen ist. Wurde nunmehr aber bei *Rhizoctonia solani* die Größe des Impfstückes variiert, so wurde die Menge des *Rhizoctonia*mycels bei allen oben genannten Versuchsvarianten ausschließlich von der Größe des Impfstückes

abhängig. Bei progressiver Verkleinerung des Impfstückes geht das Wachstum (vor allem die Zahl der Hyphen), unabhängig von allen übrigen Versuchsbedingungen entsprechend zurück. Die Entwicklung des Pilzes ist der Menge der im Impfstück vorhandenen Nährstoffreserven proportional, so daß er bei gleicher Größe des Impfstücks in nährstoffreiem reinen Sand gleich stark auswächst wie in biomalzhaltiger Komposterde. Sind die Nährstoffvorräte erschöpft, die in dem pilzdurchwachsenen Agarstück mit auf den Weg gegeben wurden, so stellt der Pilz auch bei Gegenwart von Biomalz, Pepton oder Strohmehl in den Böden das Wachstum ein.

Dieses Ergebnis kann wohl nur so gedeutet werden, daß der Pilz nicht nur im Anfang seine Entwicklung mit Hilfe der Nährstoffvorräte im Impfstück vollzieht, sondern auch in den vordersten Partien der sicherlich 50 mm weit ausgewachsenen Hyphen in keinen erheblichen Stoffaustausch mit der Umgebung tritt. Werden nämlich in einen Boden, der durch seinen Gehalt an Biomalz, Pepton oder Strohmehl an sich ausgezeichnete Ernährungsbedingungen für den Pilz bietet, kleine (1 mm^3) Impfstückchen eingebracht, so wachsen aus ihnen nur wenige Hyphen aus, die allerdings eine beträchtliche Länge erreichen, eine wirkliche Vermehrung mit Hilfe der im Boden vorhandenen Nährstoffe fehlt also. Nahrungsmangel kann jedoch nicht die Ursache dieser Stagnation sein. Es kommen vielmehr offensichtlich in dem Augenblick, wo der Pilz — wie bei kleinsten Impfstückchen— auf eine Nahrungsaufnahme aus dem Boden angewiesen ist, die in ihm vorhandenen Hemmungsfaktoren zur Wirkung. Es muß also mit anderen Worten während des Vordringens der Hyphen vom Impfstück und mit Hilfe der dort gespeicherten Reserven wohl ein intensiver Stoffaustausch mit dem Boden fehlen.

Die Fähigkeit von *Rhizoctonia solani*, von einer von dem Pilz durchwucherten Nährstoffbasis aus von jeder Nährstoffzufuhr unabhängige Mycelien auszubilden, kann man gut beobachten, wenn man Stielteile befallener Kartoffelstengel in der wasserdampfgesättigten Atmosphäre einer Neubauer-Schale auslegt. Der Pilz bewächst die ganze Glasfläche einschließlich des Deckels mit seinen Mycelien, ja, bildet dort Sklerotien und schafft also die Nahrung über eine Entfernung bis zu 30, ja 40 cm durch die Hyphen heran.

Hier ist zu erkennen, wie außerordentlich ausgeprägte Eigenheiten das Leben der Bodenpilze auszeichnen können. Bei *Rhizoctonia solani* muß man sich also die Entwicklung, vielleicht abgesehen von einer sicherlich sehr schwachen Durchwucherung des Bodens, so vorstellen, daß von dem in der parasitischen Phase durchwucherten Wirtsgewebe aus der Boden rasch und tief durchsponnen wird und nunmehr, wie sich auch im Boden beobachten läßt, in diesem Mycelgeflecht Sklerotien ausgebildet werden, die unter bestimmten, uns noch nicht näher bekannten Bedingungen

wieder auskeimen, um erneut anfällige Pflanzen zu infizieren. So vermag also dieser Pilz, trotz offensichtlich starker Hemmungswirkung seitens des Bodens bei dem Versuch der Nahrungsaufnahme doch seine Entwicklung, wenn auch gleichsam nur in einzelnen Sprüngen, zu vollziehen.

Diese Erfahrungen stehen im Gegensatz zu den Ergebnissen von Blair (1943), der mit fast identischer Methode (die mir aber infolge des Krieges erst nach Beginn dieser Arbeiten bei einem Besuch in Rothamsted 1947 bekannt wurde) arbeitete. Blair hat also den Koloniendurchmesser auf den Objektträgern um die Agarstückchen bestimmt, ein nach den Erfahrungen des Verfassers infolge des völligen Verbackens des Bodens und der die ganzen Objektträger überziehenden Mycelien aussichtsloses Unternehmen. Blair hat weiter festgestellt, daß das Mycel des Pilzes in verschiedenen Böden ohne jede Nährstoffgaben oder anfängliche Nährstoffreserven in Form größerer Impfstücke in 23 Tagen Strecken von etwa 20 cm durchwachsen soll, also rein saprophytisch seine Nahrung im Boden suchen kann. Er ging dabei so vor, daß lange erdgefüllte Röhren mit dem Pilz an einem Ende beimpft, die Impfstücke 2 Tage später, also nach dem Anwachsen des Pilzes entfernt und dann das weitere Wachstum des Pilzes mikroskopisch durch die Glasröhre kontrolliert wurde. Ließen sich die Angaben von Blair verallgemeinern, so müßte bei Gegenwart von *Rhizoctonia solani* im Boden auch in Abwesenheit von Wirtspflanzen bald der ganze Boden von dem Pilz völlig durchsponnen und mit Sklerotien verseucht sein. Das läßt sich also weder mit der Verbreitung des Pilzes im Freiland, noch mit den Ergebnissen des Verfassers, nach denen ein Wachstum ohne eine durchwucherte Nährstoffbasis so gut wie unmöglich ist, in Übereinstimmung bringen. Weiter soll nach Blair durch Strohmehl oder andere organische Zugaben das Wachstum von *Rhizoctonia solani* ganz erheblich herabgesetzt werden, während Zugabe von 12,5 mg Calciumnitrat auf 100 g lufttrockenen Boden oder Erhitzung des Bodens (3 Std auf 127°) diese hemmende Wirkung der organischen Zusätze weitgehend aufhebt. Die Erklärung von Blair für diese Resultate interessiert in diesem Zusammenhang nicht. Es muß nur festgestellt werden, daß nach den hier vorliegenden Ergebnissen solche Zusammenhänge auch nicht andeutungsweise bestehen.

Da der Gegensatz zu den Resultaten von Blair einen Irrtum nahelegte, wurden alle Versuche in mehreren Parallelen und mehrfach wiederholt und dabei zunächst die gleiche Größe der Impfstücke wie bei Blair (6 mm) verwandt. Es konnten keinerlei Beziehungen der von Blair angegebenen Art beobachtet werden. In allen Versuchsreihen blieb die Entwicklung des *Rhizoctonia*mycels von den Impfstücken aus gleich ungewöhnlich kräftig. Verwendung kleinerer Impfplättchen führte zu einer gradweisen Abschwächung des Wachstums, ohne daß aber die von Blair geschilderten Beziehungen zwischen Strohmehlzugabe usw. auch nur andeutungsweise hervortraten.

Eine Erklärung dieser abweichenden Ergebnisse kann bei der absoluten Eindeutigkeit der eigenen Befunde nicht gegeben werden. Wahrscheinlich hat Blair die Dichte des Mycels überhaupt nicht berücksichtigt, denn es gehen auch von sehr kleinen Impfstücken *einzelne* Hyphen aus, die den Boden auf weite Strecken durchdringen können. Ihre Zahl ist aber entsprechend der geringen Größe der Impfstücke klein. Durch die Verringerung der Nährstoffbasis wird also weniger der Ausbreitungs-

radius der einzelnen Hyphen verringert, sondern vor allem ihre Gesamtzahl proportional dem abnehmenden Nährstoffvorrat des Impfstückes verringert. Entscheidend für die Ökologie des Pilzes ist aber nicht allein der maximale Radius der Einzelhyphen, sondern vor allem die Dichte der Hyphen im Boden. Es zeigt sich hier also wahrscheinlich im Extrem, daß eine Nichtberücksichtigung der Hyphendichte zu falschen Schlüssen führen kann. Wenn auch eine Messung der Hyphendichte neben der Hyphenlänge sich häufig erübrigen wird, so muß dieser Faktor, der für die Masse der im Boden gebildeten Mycelmassen von gleicher Bedeutung ist wie die Hyphenlänge, stets im Auge behalten werden.

Es darf im übrigen darauf hingewiesen werden, daß nach den Erfahrungen von Bosch (1948) die Ausbreitung von *Rhizoctonia solani* im Boden bei Vorhandensein anfälliger Pflanzenwurzeln eindeutig von der Pflanzdichte bestimmt wird. Hier zeigt sich, welche ausschlaggebende Bedeutung für den Pilz die für ihn in der Wirtspflanze — ohne Konkurrenz durch andere Mikroben — greifbaren Nahrungsreserven haben.

D. Abschließende Diskussion.

Der Einwand ist berechtigt, daß diese Versuche mit löslichen Nährstoffgaben nur etwas über die Verhältnisse in der Bodenlösung aussagen, daß aber in der Natur die Nährstoffzufuhr in der Regel in Form größerer Gewebsreste oder ganzer Pflanzenteile erfolgt. Von dort aus kann dann erst sekundär eine Beeinflussung der Bodenlösung erfolgen, und es wird sich in und um diese Gewebsteile ein Milieu besonderer Art herausbilden. Es wird also neben den in diesen Untersuchungen erfaßten allgemeineren Bodenbedingungen stets in großer Zahl in kleinen und kleinsten Räumen eine ganze Skala verschiedenster „Umwelten" für die Mikroben geben. Schon bei der Untersuchung von Aufwuchsplatten nach Cholodny zeichnet sich diese Tatsache ja deutlich ab. Trotzdem bleibt das Gesamtmilieu für die Entwicklung eines Pilzes in der Regel bestimmend. Das zeigt schon das erstaunlich einheitliche Wachstum eines Pilzes über zum Teil doch recht erhebliche Distanzen (L 14!) hinweg, und ebenso spiegelt sich diese Eigenart in der so häufigen Begrenzung bestimmter Wurzelparasiten mit fakultativem Saprophytismus auf ganz bestimmte Bodentypen.

Auch muß bedacht werden, daß die so leicht und von eigentlich allen Bodenmikroben zersetzbaren Zugaben von Biomalz, Pepton u. dgl. sehr rasch im Boden verarbeitet werden und daher auf den einzelnen Organismus relativ geringe Mengen entfallen. Bei der natürlichen Untermengung des Bodens mit Pflanzenresten handelt es sich um eine Vielzahl von zumeist unlöslichen Stoffen, die zum Teil nur durch bestimmte Spezialisten zersetzt werden können; man denke an die Cellulose oder das Lignin.

Man darf aber nicht übersehen, daß diese Einschränkungen auch für die früheren Versuche über die partielle Sterilisation gelten. Die partielle

Sterilisation erhöht ja vor allem den Nährstoffgehalt der Bodenlösung beträchtlich, die Nährstoffzufuhr ist also eine generelle und keine lokale, und die Nährstoffe selbst werden in ihrer löslichen Form rasch abgebaut oder festgelegt. Das Ziel dieser Untersuchungen war aber zunächst nur, die bei Untersuchung der partiellen Sterilisation und der keimzahlerhöhenden Wirkung leicht zersetzlicher Nährstoffgaben gewonnenen Anschauungen über die das mikrobiologische Gleichgewicht ausbalancierenden Kräfte zu überprüfen und zu ergänzen. Die Aufgabe ist damit für den Ökologen nicht abgeschlossen. Wie das Großklima das Mikroklima überdacht, das Kleinklima in das Großklima eingebettet ist, so ist auch hier die Kenntnis der allgemeinen Bodeneigenschaften nicht zu entbehren. Es wird aber die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, die Wirkung der Bodenverhältnisse auf kleinstem Raum zu überprüfen.

Die zum Impfplattenverfahren erweiterte Cholodny-Methode gibt, wie Winter (1949) zeigen konnte, bei unmittelbarer mikroskopischer Untersuchung mancherlei Hinweise, wie Hemmungswirkungen aber auch Wuchsförderung im Boden durch enges Zusammenleben der Bodenmikroben zustande kommen können. Schon das bedeutet eine Erweiterung unserer Kenntnisse nach der Seite des Mikromilieus im Boden. Auch für die hier untersuchten Pilze würden solche Untersuchungen manche ökologische Eigenheiten aufklären helfen. Wichtiger erscheint mir aber ein weiterer Ausbau der Cholodny-Methode nach einer etwas anderen Richtung. Wie betont erfolgt die Nahrungszufuhr im Boden ja wesentlich in Form unlöslicher Pflanzenbestandteile, in deren Nachbarschaft oder in denen sich dann wichtigste Umsetzungen vollziehen. Aufbringen von Pflanzenteilen oder anderen nicht löslichen Nährstoffen, wie sie im Boden häufiger auftreten, auf die Platten und nachfolgende Untersuchung der sich dort entwickelnden Mikroflora an Hand der Aufwuchsflora wird mancherlei Aussagen über die lokale Verlagerung des mikrobiologischen Gleichgewichtes erlauben. Eine Kombination mit dem Impfplattenverfahren, etwa in der Weise, daß man die Nahrungsteilchen und den zu untersuchenden Pilz in geringem Abstand auf die Platten aufbringt, würde weitere Aufklärung unter weitgehend reproduzierbaren Versuchsbedingungen geben. In ähnlicher Weise hat ja schon Kriuchkova (1934) solche Cholodny-Objektträger mit Nitrophoska beschickt und deutliche Reaktionen der Mikroflora erkennen können.

Zusammenfassung.

1. Das Impfplattenverfahren (Winter, 1947) wird mit Hilfe des Stammes L 14 weiterhin auf seine Zuverlässigkeit für quantitative Messungen der Pilzentwicklung in natürlichen Böden geprüft. Für diesen Stamm besteht eine ausreichende Parallelität zwischen Hyphenlänge und Hyphendichte. Die Hyphenlänge allein bildet also in diesem Falle für

vergleichende Untersuchungen ein ausreichendes Maß für die Menge des entwickelten Mycels. Noch zuverlässigere Werte werden erhalten, wenn die Hyphenlänge mit der Hyphendichte multipliziert wird.

2. Die Entwicklung des Pilzes L 14 (steriles septiertes Mycel) spiegelt als Funktion verschiedener Konzentrationen von Biomalz, Pepton (Witte) und Glykose in partiell sterilisierter Kompost- und Gartenerde zumeist verhältnismäßig einfache Beziehungen wider. Die Ursache dieses von dem früher untersuchten *Ophiobolus graminis* abweichenden Verhaltens liegt wesentlich in der geringeren Empfindlichkeit des Pilzes gegen antibiotische Einflüsse.

3. 21 weitere Bodenpilze werden auf ihre Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt, Bodentyp und partieller Sterilisation mit Hilfe der Aufwuchsplatten untersucht. Eine, wenn auch zumeist geringere Steigerung der Entwicklung durch Nährstoffgaben verschiedener Art (Biomalz, Pepton, Glykose), wird nur bei den Stämmen L 14 und L 6, und zwar mit großer Regelmäßigkeit in allen Böden und bei fast allen Nährstoffarten beobachtet. In der Regel sind dagegen die Nährstoffgaben für die Entwicklung der untersuchten Pilze bedeutungslos oder hemmen sie durch Verstärkung bereits bestehender antibiotischer Effekte mehr oder minder deutlich.

4. Die Wirkung der partiellen Sterilisation ist je nach der Art des Bodenpilzes, der Bodenart und der Nährstoffzugabe verschieden. Es kann eine Förderung, aber auch eine Hemmung des Pilzes resultieren. Bei der relativ großen Zahl der untersuchten Pilze darf daher angenommen werden, daß die in der Regel beträchtliche Steigerung der Gesamtkeimzahlen für Pilze nach partieller Sterilisation des Bodens nur auf die Förderung einiger Pilzarten zurückzuführen ist, während andere Formen gleichzeitig gehemmt oder durch die Behandlung nicht beeinflußt werden. Die auf die partielle Sterilisation günstig reagierenden Pilze werden häufig durch Nährstoffgaben kaum gefördert. Man darf daher in der Beseitigung von Hemmungszuständen, und zwar biotischer Natur, vielfach den ausschlaggebenden Faktor für die Wachstumssteigerung durch partielle Sterilisation sehen.

5. Neben diesen antagonistischen Wirkungen, die relativ leicht durch partielle Sterilisation oder auch Nährstoffgaben beseitigt, abgeschwächt, verstärkt oder auch neugebildet werden können, existieren im Boden Hemmungserscheinungen, die durch alle Varianten des Experimentes nicht wesentlich beeinflußt wurden.

6. Das Wachstum von *Rhizoctonia solani* ist bei Vorhandensein von Nährstoffreserven in Form völlig durchwachsener Biomalzagarscheibchen von der Bodenart, der Bodenvorbehandlung (erhitzt oder nicht) und dem Nährstoffgehalt (Pepton, Biomalz, Glykose, Strohmehl, Strohmehl mit Calciumnitrat in verschiedenen Konzentrationen) weitgehend

unabhängig und auffallend stark. Fehlt jedoch diese von ihm durchwachsene Nahrungsreserve, so ist dieser Pilz unabhängig von Bodenart, Vorbehandlung und Nährstoffgehalt des Bodens so gut wie unfähig, saprophytisch zu wachsen.

Der Abschluß dieser Untersuchungen wurde durch Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft und des Wirtschaftsministeriums des Landes Nordrhein-Westfalen ermöglicht.

Literatur.

Blair, I. D.: Behaviour of the fungus *Rhizoctonia solani Kühn* in the soil. Ann. Appl. Biology **30**, 118 (1943). — Bosch, E.: Untersuchungen über die Biologie und Bekämpfung der Vermehrungspilze *Moniliopsis Aderholdi* und *Rhizoctonia solani*. Landw. Jb. der Schweiz **1948**, 791. — Kosaroff, P.: Beitrag zur Biologie von *Pyronema confluens Tul.* Arb. Kais. Gesundheitsamt Biol. Abt. **5**, 126 (1907). — Kriuchkova, A. P.: On the study of the ecologic variability of microorganisms in connection with agronomic diagnostics. Microbiology **3**, 232 (1934). — Likais, A.: Über den Einfluß des Bodens und antagonistischer Bodenmikroben auf den Parasitismus von *Pythium de Baryanum*. Diss. T. H. München 1950. — Russel, E. J., and H. B. Hutchinson: The effect of partial sterilisation of soil on the production of plant food. Journ. Agric. Sci., **3**, III (1909.) — Russel, E. J. and H. B. Hutchinson: The effect of partial sterilisation on the production of plant food II. The limitation of bacterial numbers in normal soils and its consequences. J. Agricult. Sci. **5**, 113 (1913). — Thaysen, C. A.: Antibiotics in soil. — Nature, **166**, 93, 1950. — Waksman, S. A.: Associative and antagonistic effects of microorganisms. I. Historical review of antagonistic relationships. Soil Sci. **43**, 51 (1937). — Waksmann, S. A., and R. L. Starkey: Partial sterilisation of soil, soil microbiological activities and soil fertility. I. Soil Sci. **16**, 137 (1923a); II. Soil Sci. **16**, 247 (1923b); III. Soil Sci. **16**, 343 (1923c). — Microbiological analysis of soils as an index of soil fertility. VII. Carbon dioxyde evolution. Soil Sci. **17**, 141 (1924a). — Influence of organic matter upon development of fungi, actinomycetes and bacteria in soil. Soil Sci. **17**, 373 (1924b). — The soil and the microbes. London 1947. — Winter, A. G.: Der Einfluß der physikalischen Bodenstruktur auf den Infektionsverlauf bei der Ophiobolose des Weizens. Z. Pflanzenkrkh. **49**, 513 (1939). — Untersuchungen über den Einfluß biotischer Faktoren auf die Infektion des Weizens durch Ophiobolus graminis. Z. Pflanzenkrkh. **50**, 113 (1940a). — Die Infektion des Weizens durch *Ophiobolus graminis* als Funktion der Bodenfeuchtigkeit. Z. Pflanzenkrkh. **50**, 326 (1940b). — Die Infektion des Weizens durch *Ophiobolus graminis* als Funktion der Temperatur. Z. Pflanzenkrkh. **50**, 444 (1940c). — Der Einfluß partieller Sterilisation auf die Entwicklung der Laufhyphen von *Ophiobolus graminis*. Phytopatholog. Z. **14**, 204 (1942). — Eine Methode zur quantitativen Bestimmung des Wachstums parasitischer und saprophytischer Pilze im natürlichen Boden. Festschr. Appel, Biol. Zentralanstalt. Berlin-Dahlem 1947. — Untersuchungen über die Beziehungen zwischen *Ophiobolus graminis* und anderen Organismen mit Hilfe der Aufwuchsplattenmethode. Arch. f. Mikrobiologie **14**, 240 (1949). — Weitere Beobachtungen über das Zusammenleben von *Ophiobolus graminis* und anderen Bodenmikroben mit Hilfe der Aufwuchsplatten. Arch. f. Mikrobiologie **14**, 588 (1949). — Untersuchungen über die Ökologie und den Massenwechsel bodenbewohnender mikroskopischer Pilze. I. Die Bedeutung organischer Nährstoffe für die Entwicklung von *Ophiobolus graminis* in der Rhizosphäre und im freien Boden. Arch. f. Mikrobiologie **15**, 42 (1950).